ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON ENDOPHYLLUM SEMPERVIVI.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

VON

A. W. HANS HOFFMANN
aus Berlin.

Mit 2 Tafeln und 14 Textfiguren.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA
1911.

-81

ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON ENDOPHYLLUM SEMPERVIVI.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

VON

A. W. HANS HOFFMANN
aus Berlin.

Mit 2 Tafeln und 14 Textfiguren.

Tag der Promotion: 20. Dezember 1911.

Referenten:

Professor Dr. **S. Schwendener**

Professor Dr. **G. Haberlandt.**

Abdruck aus dem Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. II. Abteilung. Herausgegeben von Prof. Dr. Uhlworm in Berlin, Verlag von Gustav Fischer in Jena. 32. Band. 1911. Nr. 3/5.

Die Vertreter der Rostpilzgattung Endophyllum zeichnen sich vor allen anderen Uredineen durch ihren eigentümlichen Entwicklungsgang aus. Außer den Spermogonien mit den Spermatien treten bei ihnen nur Aecidiosporen und Sporidien auf. Die Aecidiosporen entstehen in großen, mit Pseudoperidie versehenen Aecidien und funktionieren wie Teleutosporen. Sie keimen mit einem Promycel, das meist vier, seltener mehr oder weniger Sporidien trägt. Ob man daher von Aecidiosporen sprechen soll, wie ich es oben getan habe, darüber ist bisher Einigkeit nicht erzielt. In der Systematik wird entweder auf die Entstehung oder auf die Funktion der Spore der größere Wert gelegt und dementsprechend wird die Spore von Endophyllum bald Aecidiospore, bald Teleutospore genannt. In der älteren Zeit gab man dem Namen Aecidiospore den Vorzug (de Bary, 1884). In neueren Werken wird in Anlehnung an Dietels Bearbeitung der Uredineen in Engler-Prantls Pflanzenfamilien (1900) die Bezeichnung Teleutospore durchgehends gebraucht.

Zur Gattung Endophyllum gehören nur wenige Arten. Paul Hariot (1908) gibt die umfassendste Aufstellung unter Berücksichtigung auch der früher zur Gattung Endophyllum gerechneten Rostpilze und zählt folgende sechs Arten auf: 1) Endophyllum Centranthi rubri Poirault, 2) E. Sedi (D. C.) Lév., 3) E. Sempervivi Lév., 4) E. Sempervivi var. aecidioides R. Maire, 5) E. Valerianae tuberosae, 6) E. Euphorbiae silvaticae (D. C.) Winter.

Über Endophyllum Centranthi rubri Poirault habe ich keine Originalliteratur nachlesen können. Den Namen dieser Art habe ich sonst nirgends erwähnt gefunden; die Art selbst kommt nur sehr selten vor. Die Sporen von Endophyllum Sedi und Endophyllum Sempervivi var. aecidioides verhalten sich wie typische Aecidiosporen. Ihre Keimschläuche bringen also bei der Keimung kein Promycel mit Sporidien hervor, infizieren auch die Wirtspflanze nicht, auf der sie entstanden sind. Es lag daher die Vermutung nahe, die beiden Arten könnten als Aecidien in den Entwicklungskreis einer heteröcischen Puccinia gehören. Und in der Tat ist für Endophyllum Sedi der Zusammenhang mit Puccinia longissima Schröter von Bubák (1902) nachgewiesen worden. Die zu Endophyllum Sempervivi var. aecidioides — höchstwahrscheinlich — gehörende Teleutospore ist noch nicht gefunden worden. R. Maire (1900) hat diese Varietät im Jahre 1898 aufgestellt und sie wegen der Übereinstimmung in der Entstehung und äußeren Gestalt ihrer Sporen mit denen des typischen Endophyllum Sempervivi der letztgenannten Art angegliedert. Die Vermutung, daß Endophyllum Sempervivi var. aecidioides ebenso wie E. Sedi das Aecidium einer Puccinia darstellen könnte, findet

sich bei Maire (1900) noch nicht. Von den oben aufgezählten Arten bleiben nun noch drei übrig. Auf sie allein trifft die Charakterisierung, die für die Gattung Endophyllum auf Seite 1 aufgestellt wurde, zu. Am besten bekannt sind Endophyllum Sempervivi und E. Euphorbiae silvaticae.

Endophyllum Euphorbiae silvaticae ist zuerst von L. R. Tulasne (1854) eingehender studiert worden. Er erkannte, daß die Sporen dieses Rostpilzes zwar in einem Aecidium entstehen und äußerlich wie Aecidiosporen aussehen, aber bei der Keimung ein Promycel mit Sporidien bilden. Er trennte deshalb diese Art von Aecidium Euphorbiae ab und stellte sie zu Endophyllum. Dieselbe Form ist später von Sappin-Trouffy (1896) auch cytologisch untersucht worden. Er bestätigt die Angaben von Tulasne und stellt fest, daß das Mycel des Pilzes aus einkernigen Zellen besteht, daß dann zweikernige Zellen auftreten, die zweikernige Sporenmutterzellen abschnüren, und daß diese in Spore und Zwischenzelle zerfallen. Die Kernpaare teilen sich dabei konjugiert. Die beiden Kerne in der Aecidiospore sollen nach ihm nicht verschmelzen. Die Angabe ist um so eigenartiger, als er einige Jahre früher mit Dangeard (1893) zusammen nachgewiesen hatte, daß bei einer Anzahl von Rostpilzen eine Verschmelzung der beiden Kerne in der Teleutospore erfolgt. Es hätte nahe gelegen, eine Kernverschmelzung auch in diesem Falle zu vermuten. Sappin-Trouffy (1896) ist aber der Meinung, daß die Kerne ohne zu verschmelzen nach einander aus der Spore in das Promycel einträten, sich teilten und daß dann durch Wandbildung die vier Zellen des Promycels entständen. Ich habe Endophyllum Euphorbiae silvaticae nicht prüfen können, bin aber auf Grund meiner Untersuchungen an der am besten bekannten Form unter den zu Endophyllum gehörenden Rostpilzen, nämlich E. Sempervivi, zu der Meinung gekommen, daß die Angaben Sappin-Trouffys unrichtig sind. Der Entwicklungsgang dieses Pilzes und seine Wirkungen auf die Wirtspflanze sind von de Bary (1863) eingehend untersucht worden. Seine Resultate bedürfen keinerlei Berichtigung. Die cytologischen Verhältnisse studierte Maire (1900). Sappin-Trouffys Anschauungen über Endophyllum Euphorbiae silvaticae (1896) übertrug er auf E. Sempervivi. Die reife Aecidiospore habe zwei Kerne, die keine Fusion eingingen, sondern getrennt und nacheinander ins Promycel einträten; dort teile sich jeder und so entständen die Kerne für die vier Sporidien. Die Keimschläuche der Sporidien sollen nicht bloß an beliebigen Stellen die Außenwand der Epidermis durchbohren, sondern auch durch Spaltöffnungen in den Wirt eindringen, was de Barys (1863) Beobachtungen widerspricht. Die erste Anlage eines Aecidiums ist ein Knäuel einkerniger Hyphenzellen. Die Endzellen der Hyphen sollen durch eine Kernteilung ohne Wandbildung zweikernig werden. Die Entstehung der Sporenmutterzellen durch Zellteilung in Verbindung mit konjugierter Kernteilung und die Teilung der Sporenmutterzellen in Spore und Zwischenzelle sowie die Bildung der Pseudoperidie sind richtig beobachtet. Auf Grund seiner Beobachtungen kommt Maire (1900) zu dem Resultat, daß bei Endophyllum im Zusammenhang mit dem Fehlen der Kernverschmelzung in der Teleutospore auch die Reduktionsteilung ausbleibe. Blackman (1904) diskutiert Maires Ansichten und vergleicht den Fall von Endophyllum mit der bei höheren Pflanzen vorkommenden Aposporie.

In der Arbeit über die Kernentwicklung bei den Endophyllum-species stellt Maire (1900) noch eine neue Art auf, das Endophyllum Valerianae tuberosae. In seiner Beschreibung dieser Form fällt am meisten auf, daß in der anfangs zweikernigen Aecidiospore der eine Kern bald degenerieren und schließlich verschwinden soll. Die einzelnen Stadien des Degenerationsprozesses soll man von der Basis zum Gipfel der Sporenkette vorschreitend leicht verfolgen können. Auf diese Weise käme die Einkernigkeit der reifen Aecidiosporen zustande. Derselbe Degenerationsprozeß tritt nach den Angaben des Verfassers in den Zwischenzellen und den Zellen der Pseudoperidie auf. Bei der Keimung wandere der eine Kern in den Keimschlauch, teile sich dort und es entständen durch Einschiebung einer Wand zwei einkernige Zellen. Dann soll in der Regel der Kern der unteren Zelle degenerieren und verschwinden. Die obere Zelle soll ein Sterigma und daran eine Sporidie hervorbringen, in die der eine Kern einwandere. Maire will auch noch eine Modifikation beobachtet haben: Die obere Zelle des Keimfadens soll sich noch einmal teilen, die Kerne der beiden nächst der Spore gelegenen Zellen sollen degenerieren und nur die äußerste eine Sporidie treiben.

Seit Blackmans (1904) und Christmans (1905, 1907) erfolgreichen Untersuchungen über die Sexualität der Uredineen hat die Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Endophyllumarten von neuem an Interesse gewonnen. Maires Beobachtungen (1900) stimmen gar zu wenig mit den bisherigen neuen Resultaten überein. Eine Neuuntersuchung erscheint daher gerechtfertigt. Da bei Berlin allein Endophyllum Sempervivi vorkommt, habe ich versucht, den Entwicklungsgang dieser Art darzulegen.

Untersuchungsmethoden.

Mein Material von Endophyllum Sempervivi stammt aus dem Garten der hiesigen Landwirtschaftlichen Hochschule und wurde im Universitätsgarten weitergezogen.

1) Kultur. Reife Sporen von Endophyllum wurden auf abgeschnittene Blätter von Sempervivum tectorum mit einer feuchten Lanzette aufgetragen und unter einer Glasglocke in feuchter Atmosphäre gehalten. Zur mikroskopischen Untersuchung der gekeimten Sporen im lebenden Zustande wurde nach 8 bis 24 Stunden mit der Lanzette ein Stück Epidermis abgezogen und auf dem Objektträger mit Wasser benetzt. Das Deckglas wurde vorsichtshalber an einer Seite durch Fließpapier gestützt und verdunstetes Wasser durch frisches ersetzt. Um jedes Jahr frisches Material zur Verfügung zu haben, infizierte ich gesunde Exemplare von Sempervivum tectorum mit reifen Sporen, indem ich mit einer feuchten Lanzette Einstiche in geöffnete Aecidien machte und die herausgehobenen Sporenhäufchen auf benetzte Blätter der Wirtspflanze übertrug. Die Impfung erfolgte in der Regel gegen Abend, weil bei Tage durch die Sonnenwärme die Sporen und Promycelien leicht vertrocknen.

2) Fixierung. Es wurden ungeöffnete Aecidien und Spermogonien, reifende und geöffnete Aecidien mit keimenden Sporen und reife, im Aecidium schon gekeimte Sporen allein fixiert. Blattstückchen mit jungen Aecidien und Spermogonien wurden in Juelsche Flüssigkeit (20 g $ZnCl_2$ + 20 ccm Eisessig + 960 ccm Alkohol von 50 Proz.) getan und die Luft ausgepumpt. Nach dem Auswaschen der Fixierungsflüssigkeit mit 50-proz. Alkohol, bis

Geruch nach Essigsäure nicht mehr wahrgenommen werden konnte, wurde das Material durch die verschiedenen Alkohol- und Xylolstufen in reines Xylol übergeführt. Nach Zusatz von Paraffin vom Schmelzpunkt 54° C kam das Material zuerst auf, dann nach weiterem Zusatz von Paraffin in den Ofen und wurde in der üblichen Weise allmählich eingebettet. Die mit Juelscher Flüssigkeit fixierten Aecidien ergaben beim Färben die besten Resultate und wurden deshalb zur Untersuchung bevorzugt. Die Schnittdicke betrug 5 μ.

Auch mit Chrom-Essigsäure (CrO_3 10 g + 15 ccm Eisessig + 1000 ccm H_2O) versuchte ich zu fixieren. Nach dem Auspumpen der Luft wurde 8—24 Stunden lang in fließendem Wasser ausgewaschen, mit Alkohol von steigender Konzentration (25 Proz., 30 Proz., 35 Proz., 40 Proz., 50 Proz. und so fort bis zum absoluten Alkohol) entwässert und in der eben beschriebenen Weise eingebettet. Diese Fixierungsmethode wurde aufgegeben, als sich zeigte, daß die Juelsche Flüssigkeit besser fixierte.

Um bei der Fixierung reifender und geöffneter Aecidien Materialverluste zu verhüten, wurde folgendes Verfahren angewandt. Aus Scheiben 2-proz. Agars in erkaltetem Zustande wurden Stückchen herausgeschnitten, so daß kleine Gruben entstanden. In diese legte ich pilzbefallene Blattstückchen und übergoß sie mit noch flüssigem, nicht zu warmem Agar. Nach dem Erstarren des Agars wurden die Scheiben zerschnitten und die Agarstückchen mit dem darin befindlichen Material in Juelscher Flüssigkeit fixiert. Die weitere Behandlung erfolgte in der oben beschriebenen Weise.

Sollten reife und im Aecidium gekeimte Sporen allein fixiert werden, so wurden sie portionsweise mit Hilfe einer Lanzette in ein mit Juelscher Flüssigkeit gefülltes Zentrifugengläschen eingetragen. Nach mehrstündigem Verweilen des Materials in der Fixierungsflüssigkeit wurde zentrifugiert und die Flüssigkeit allmählich durch Alkohol ersetzt. Um Sporen mit Promycelien und Sporidien auf dem Objektträger zum Haften zu bringen, wandte ich verschiedene Verfahren an, von denen das folgende die besten Resultate ergab. Auf einen Objektträger wurde 3-proz. Gelatine dünn aufgestrichen und aus einer Pipette ein Tropfen Alkohol mit Sporen darauf getan. Der Alkohol breitet sich schnell aus, während die Sporen ziemlich dicht beieinander liegen bleiben. Nach Entfernung des überflüssigen Alkohols mit Fließpapier läßt man das Präparat etwas antrocknen und stellt den Objektträger vorsichtig auf eine Stunde in eine 1-proz. Formalinlösung. Die Sporen haften dann auf der festgewordenen Gelatine, so daß man den Objektträger ohne Schaden im Wasser hin- und herschwenken kann. Manche Präparate wurden 12 Stunden lang gewässert, ohne daß ein Verlust an Sporen zu bemerken war. Die Vorbehandlung mit Formalin hat den Nachteil, daß sie die Färbbarkeit etwas beeinträchtigt. Außer 3-proz. reiner Gelatine wurden auch Glyzeringelatine und Eiweiß zum Aufkleben benutzt. Statt die Objektträger in eine 1-proz. Formalinlösung zu tun, kann man sie auch Formalindämpfen aussetzen.

3) Färbung. Zur Färbung eignete sich am besten das Heidenhainsche Eisenhaematoxylin. Die Präparate wurden mit wässeriger 3-proz. Eisenammoniakalaunlösung zehn Minuten lang gebeizt und darauf in wässeriger, 0,5-proz. Haematoxylinlösung 15 Minuten gefärbt. Die Differenzierung geschah unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung mit wässeriger, nur 1½-proz. Eisenammoniakalaunlösung ungefähr 3—4 Minuten lang. Dann wurde 10—20 Sekunden mit Eosin-Nelkenöl gegengefärbt. Das über-

schüssige Eosin-Nelkenöl wurde mit Xylol weggespült und die Schnitte in Kanadabalsam eingeschlossen. Waren die Präparate mit Formalin vorbehandelt, so mußten sie mit Eisenalaun 20 Minuten gebeizt, in Haematoxylin 20—30 Minuten gefärbt und 3—8 Minuten differenziert werden; die Färbung mit Eosin-Nelkenöl dauerte 7—10 Sekunden. Für die Untersuchung der Gewebe ohne dicke Membranen war auch das etwas modifizierte Flemming sche Dreifarbenverfahren brauchbar. In Safranin blieben die Präparate in der Regel 5—10 Minuten, mitunter bis zu einer halben Stunde. Differenzierung mit 96-proz. Alkohol + $^1/_{20}$ Proz. Salzsäure währte nur 5—6 Sekunden und die Färbung mit Gentianaviolett 20—30 Sekunden. Nach der Überführung in absoluten Alkohol wurde mit in ungereinigtem Nelkenöl gelösten Orange G gegengefärbt. Zum Studium der Kerneinzelheiten ist diese Methode weniger brauchbar als die Heidenhainsche. Ganz ungeeignet erweist sie sich zur Färbung reiferer Sporen mit schon verdickten Membranen, die durch Gentianaviolett so dunkel gefärbt wurden, daß ihre Kerne unsichtbar blieben.

Die reife Spore und ihre Keimung, untersucht am frischen Material.

Die Sporen von Endophyllum Sempervivi reifen im Frühjahr zwischen Ende März und Anfang Mai. Sie sind ziemlich groß und einzellig, bisweilen mit einem kleinen Anhängsel versehen, dem Rest der noch nicht zugrunde gegangenen Zwischenzelle. Jede Spore (Textfigur 1a) besitzt ein dickes Endospor und ein netzförmig verdicktes Exospor. Stellt man das Mikroskop auf den Rand der Spore ein, so könnte man glauben,

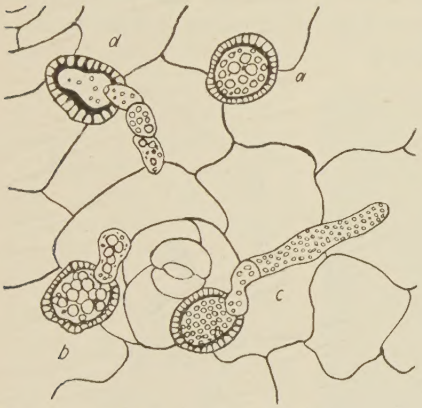


Fig. 1. a) Reife Spore. b) Anfang der Keimung: Keimblase. c) Keimschlauch, einzelliges Promycel. d) Zweizelliges Promycel aus einer Spore.

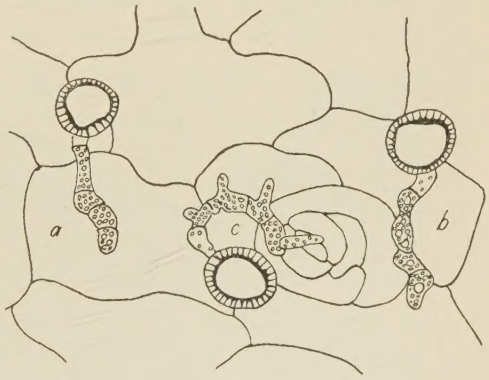


Fig. 2. a) Vierzelliges Promycel. b) Vorwölbung an jeder Zelle als Anfang der Sporidienbildung. c) Spore mit Promycel, daran Ausstülpungen, die Sterigmen.

das Exospor bestände nur aus Stäbchen. Das ist aber nicht der Fall. Im Innern der Spore befinden sich größere und kleinere orangefarbene Tröpfchen, die häufig ein in der Mitte der Spore liegendes kugelförmiges Bläschen, den Kern, verdecken. Sein Durchmesser beträgt ein Viertel bis ein Drittel des Sporendurchmessers. Keimporen sind äußerlich nicht wahrnehmbar.

Die Sporen keimen, ohne eine Ruhepause durchzumachen, sofort nach ihrer Reife und zwar unter Umständen selbst bei mäßiger Feuchtigkeit schon in den Aecidien, in denen sie entstanden sind. Zuerst zwängt sich aus der

Spore ein kugel- bis birnenförmiges Gebilde heraus (Textfigur 1b), das sich bald zu einem zylindrischen Keimschlauch, dem Promycel, streckt. Die erste Wand tritt in der Regel nahe der Spore auf (Textfigur 1c). Die Endzelle wird halbiert (Textfigur 1d), und ihre Deszendenten werden wiederum halbiert (Textfigur 2a). Mitunter tritt die erste sichtbare Wand nicht nahe der Spore, sondern in der Mitte des Promycels auf. Vielleicht fehlt in diesem Falle die Trennungswand zwischen Sporenlumen und Promycel oder wird durch die Sporenwand verdeckt. Die Promycelzellen führen Protoplasma und orangefarbene Tröpfchen, die die Kerne verdecken. JedeZelle treibt nun eine kleine Vorwölbung (Textfig. 2b), die sich rasch zu einem Stielchen verlängert (Textfig. 2c), gegen die Spitze hin sich verjüngt und zu einem Bläschen erweitert, in das allmählich fast der ganze Inhalt aus der Zelle einwandert: es ist so an dem Sterigma die Sporidie entstanden (Textfig. 3). Die Sporidien bilden sich nicht an allen Promycelzellen gleichzeitig. Bald können die oberen, bald die unteren Zellen den Bildungsprozeß zuerst vollziehen. Irgendeine bestimmte Entstehungsfolge ist nicht festzustellen. In der Regel werden, den vier Promycelzellen entsprechend, vier Sporidien abgeschnürt. Mitunter entstehen aus einer Zelle zwei und mehr Sporidien. Textfigur 4 zeigt ein Promycel, an dem zwei Zellen je eine, zwei Zellen je drei Sporidien getrieben haben, also im ganzen acht Sporidien

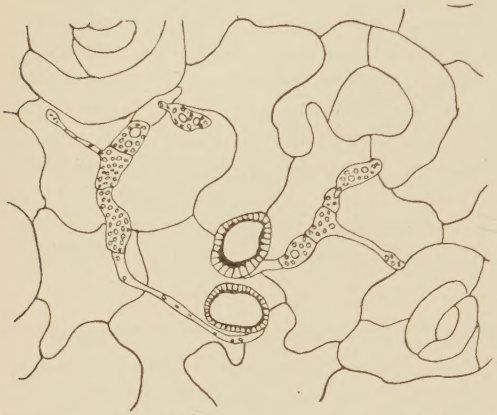


Fig. 3. Promycelien mit fertigen und in der Bildung begriffenen Sporidien.

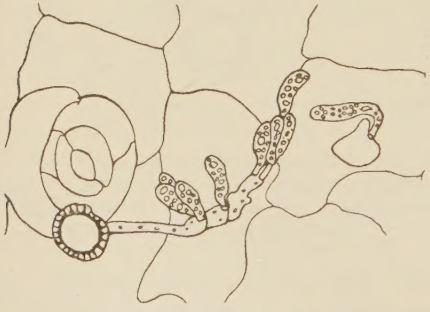


Fig. 4. Promycel mit zweimal je drei Sporidien aus einer Zelle. Keimende Sporidie.

Fig. 5. Promycel mit reifen, z. T. schon abgefallenen Sporidien.

entstanden sind. Auf diese Erscheinung wird später (p. 17) zurückzukommen sein. Sobald die Sporidie reif geworden ist, schließt sich die Verbindungsstelle zwischen ihr und dem Sterigma. Sie trennt sich vom Sterigma (Textfig. 5) und keimt bald darauf.

Der Keimschlauch der Sporidie durchbohrt die Epidermis (Textfig. 6) und dringt auf diese Weise in die Wirtspflanze ein, was bereits de Bary (1863) gesehen hat. Daß der Keimschlauch der Sporidie seinen Weg in die Wirtspflanze durch die Spaltöffnung nimmt, wie Maire (1900) behauptet, konnte ich niemals beobachten. Nach Durchbohrung der Epidermis erweitert sich der Keimschlauch zu einem Bläschen (Textfig. 6), in das der orangefarbene Inhalt der Sporidie hineinwandert. Weiter habe ich die Entwicklung an lebendem Material nicht verfolgt, da bereits de Bary (1863) sie eingehend beschreibt. Er hat gesehen, daß die Keimschläuche der Sporidien, die auch durch die Haare eindringen können, sich verzweigen, die inneren Wände der Zellen durchbohren und in die Interzellularen gelangen. Das Mycel wächst dann ausschließlich in den Interzellularen weiter. Bisweilen dringen haustorienartige Hyphen in die Zellen ein und legen sich um den Zellkern. Das Mycel steigt von der Infektionsstelle durch das Blatt in die Achse hinab, dringt zum Vegetationspunkt vor und infiziert später einige junge Blätter. Im Jahre der Infektion ist an der befallenen Pflanze äußerlich nichts zu merken. Erst im nächsten Frühjahr wachsen einige Blätter schneller als die von gesunden Pflanzen und werden am Grunde gelblich. Nicht alle jungen Blätter einer erkrankten Pflanze werden in dem der Infektion folgenden Frühjahr vom Pilz befallen. Es scheint, als ob der Pilz nur im Anfang des Frühjahrs, wenn die Blätter noch sehr langsam wachsen, mit den in Entwicklung begriffenen Blättern Schritt halten kann; denn sobald mit zunehmender Temperatur die Blätter anfangen schneller zu wachsen, finden sich im Innern der Blattrosette von Sempervivum nur gesunde Blätter (Textfig. 7a, b). Im oberen Drittel eines noch nicht völlig ausgewachsenen erkrankten Blattes erscheinen (1909 Anfang April, 1910 schon Anfang März) auf beiden Seiten des Blattes, häufiger jedoch auf der Oberseite allein, die Spermogonien zunächst als kleine gelbe Fleckchen. Nach einigen Tagen sind die Spermogonien reif und haben mit den Spermatien zusammen ein Flüssigkeitströpfchen entleert. Gleichzeitig mit den Spermogonien treten — ziemlich gleich häufig

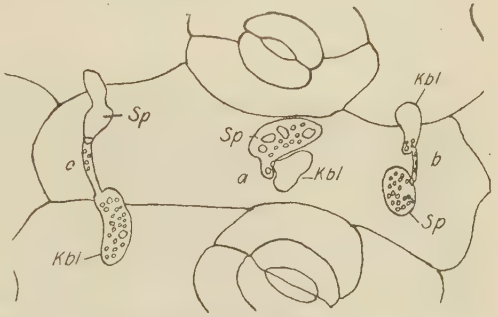


Fig. 6. Keimende Sporidien, Keimblase unter der Epidermisaußenwand. a) Keimblase leer; b) Sporeninhalt auf der Wanderung in die Keimblase.; c) Inhalt fast vollständig in der Keimblase. Sp. = Sporidie, Kbl = Keimblase.

Fig. 7a.

auf beiden Seiten der Blattoberfläche – kleine helle Fleckchen auf, die Anfänge der Aecidien. In einem kalten feuchten Frühjahr entwickeln sich die Aecidien nur langsam und brauchen bis zur Reife der Sporen zwei bis vier Wochen. Unterdessen nehmen die vom Pilz befallenen Blätter noch an Größe zu, oft bis zu mehr als der doppelten Länge der gesunden Blätter (Textfig. 7a u. b). Die Aecidien dehnen sich während des Wachstums nach allen Seiten aus, werden allmählich orangefarben, und bald darauf entsteht über ihrer Mitte in der Epidermis ein kleines Loch, das sich unter dem Druck der Sporen vergrößert. Der Wind trägt die Sporen auf andere Pflanzen, wo sie unter günstigen Bedingungen keimen. Der Durchmesser der reifen Aecidien schwankt zwischen ¾ und 1½ mm. Setzt man eine infizierte Pflanze unter eine Glocke, dann findet die Keimung der Sporen, wie bereits erwähnt wurde, schon im Aecidium statt. Mäßig stark infizierte Pflanzen sterben schon nach einigen Wochen ab: die jüngsten Blätter faulen am Grunde, auch wenn sie nicht vom Pilz befallen sind. Sind sehr wenig Blätter infiziert, so lebt die Rosette noch längere Zeit weiter, geht aber nach meinen, von de Barys abweichenden Beobachtungen doch zugrunde, etwa im August oder September. Trotzdem das Mycel in die Achse von Sempervivum hineingeht, habe ich infizierte Ausläufer nicht beobachtet.

Fig. 7b.
Die Figuren 7 a u. 7 b zeigen den Unterschied von gesunden und mit Endophyllum Sempervivi infizierten Sempervivumpflanzen. Die gesunden Blätter sind klein geblieben die erkrankten in die Länge gewachsen. Die Punkte im oberen Drittel der langen Blätter sind die reifen und geöffneten Aecidien.

Untersuchungen am fixierten und gefärbten Material.

Die genaueren Einzelheiten des Entwicklungsganges von Endophyllum wurden an fixiertem und gefärbtem Material studiert. Zuerst möge die Entwicklung der

Spermogonien

geschildert werden.

In dem der Infektion folgenden Frühjahr findet man unter der Epidermis der erkrankten Blätter von Sempervivum tectorum — am häufigsten auf der Oberseite des Blattes — zunächst kleine Pilzgewebe, hervorgegangen aus Hyphen, die interzellular wachsend aus dem Innern des Blattes zu seiner Oberfläche vorgedrungen sind. Innerhalb weniger Tage hat dieses Pilzgewebe sich zu dem oft beschriebenen flaschenförmigen Spermogonium entwickelt (Textfig. 8). Aus den einkernigen Mycelzellen am Grunde des Spermogoniums sind Hyphen gegen die Blattoberfläche ausgewachsen, in der Mitte fertile, die Spermatialhyphen, am Rande sterile, die langen, die Blattoberfläche überragenden Periphysen. Die Öffnung des Spermogoniums

erfolgt durch den Druck der wachsenden Periphysen, die anfangs die Spermatialhyphen überdecken, nach der Öffnung des Spermogoniums aber in der aus Textfig. 8 ersichtlichen Weise auseinanderweichen. Schon vor der Öffnung des Spermogoniums beginnen die Spermatialhyphen mit der Bildung der Spermatien. Der Kern der Spermatialhyphe teilt sich, die eine Hälfte wandert in die Spitze der Hyphe, die andere bleibt ungefähr an der Stelle ihrer Entstehung liegen. Einzelheiten der Kernteilung ließen sich bei der Kleinheit des Objektes nicht feststellen. Einiges findet man darüber bei Blackman (1904), Sappin-Trouffy (1896) und R. Maire (1900). Ist ein Spermatium entstanden, so wächst der in der Spermatialhyphe verbliebene Tochterkern wieder heran. Bald darauf wird von der Spermatialhyphe ein neues Spermatium abgeschnürt, und die jüngst entstandenen drängen die älteren Spermatien in die Mitte des Spermogoniums, wo sie ihre volle Reife erreichen. Die Spermatien wachsen nach ihrer Entstehung noch ein wenig und werden zu eiförmigen Gebilden. Sie führen einen Kern, der fast den ganzen Raum ausfüllt, und sehr wenig Protoplasma. Der Kern zeigt deutlich Gerüststruktur; ein Nukleolus ist nicht nachzuweisen. Die reifen Spermatien werden schließlich von den jüngeren nach Öffnung des Spermogoniums aus diesem herausgedrängt und bleiben in der abgesonderten klebrigen Flüssigkeit liegen. Über die Funktion der Spermatien konnte ich nichts feststellen. Einzelne Spermatien gehen schon im Bauch des Spermogoniums bald nach ihrer Entstehung zugrunde, was auch schon Blackman (1904) bemerkt hat.

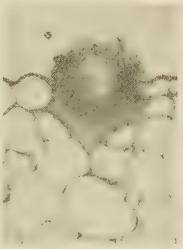


Fig. 8. Geöffnetes Spermogonium mit Spermatien und Periphysen.

Das Aecidium.

1) Die Entwicklung des Aecidiums bis zur Befruchtung.

Führt man einen Schnitt senkrecht zur Blattfläche durch ein ganz junges Aecidium, so sieht man, daß sich die in den Interzellularen wachsenden Hyphen von der Mitte des Blattes gegen eine kreisförmig begrenzte Stelle der Epidermis vorgeschoben und die Zellen zweier bis dreier Lagen des Wirtsgewebes unterhalb der Epidermis sehr dicht umwachsen haben (Textfigur 9). Die Hyphenstränge im Blattinnern bestehen aus Zellen mit einem Kern und wenig Protoplasma. Zur Zeit der Anlage eines Aecidiums sind die Hyphenzellen einigermaßen isodiametrisch und führen außer dem Kern ziemlich viel Protoplasma. Sie fangen bald darauf an, sich nach allen Richtungen des Raumes hin auszudehnen, besonders diejenigen, die die ersten beiden Zellagen unter der Epidermis umhüllen. Der Ausdehnungsprozeß beginnt in der Mitte des jungen Aecidiums und schreitet zum Rande fort, ohne daß die Randzellen selbst den Prozeß mitmachen. Es entsteht ein lockeres Ge-

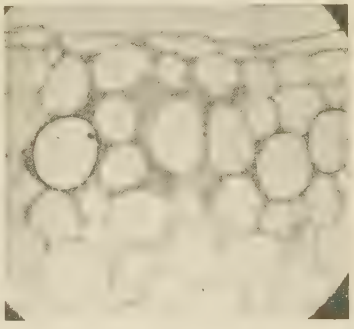


Fig. 9. Anfang eines Aecidiums, Hyphen umhüllen mehrere Wirtszellen.

webe, dessen Zellwände mit fortschreitender Entwicklung ein wenig an Dicke zunehmen. Durch sein Wachstum drückt es die Wirtszellen ganz zusammen oder drängt sie an den Rand des jungen Aecidiums (Textfig. 10). Hat das lockere Gewebe seine definitive Ausdehnung erreicht, dann gehen in vielen Zellen die Kerne und das Protoplasma zugrunde. Das lockere Gewebe hat, wie es scheint, die Funktion, den Platz zu bereiten für die entstehenden Sporen.

Während das lockere Gewebe im oberen Teil des jungen Aecidiums seine Ausdehnung vollendet, werden die Zellen an seinem Grunde größer als die gewöhnlichen Mycelzellen, ohne jedoch die Größe der Elemente des

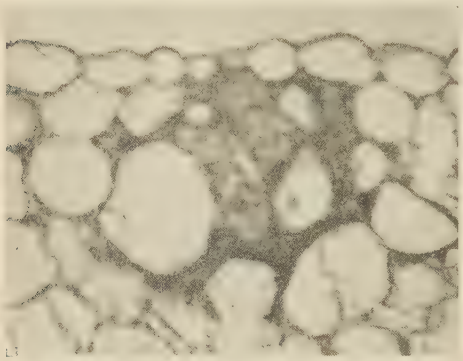


Fig. 10. Anlage des lockeren Gewebes.

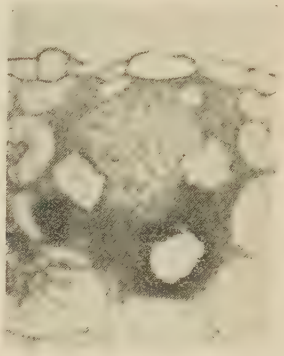


Fig. 11. Anlage des Paarungsgewebes.

lockeren Gewebes zu erreichen (Textfig. 11). Sie füllen sich mit dichtem, stark färbbarem Plasma und bekommen einen sehr großen Kern. Leider ist es mir nicht möglich gewesen, ihr Wachstum und ihren Zusammenhang mit den Mycelzellen genauer zu verfolgen, da eine sehr innige Verflechtung der einzelnen Hyphenäste stattfindet. Auf einem Schnitt erscheinen lückenlos aneinanderliegende Zellen von isodiametrischer Gestalt. Der Verlauf einer einzelnen Hyphe ist nur sehr selten und dann auch nur einige Zellen weit zu verfolgen. Das ganze Gewebe hat den Charakter eines Pseudoparenchyms oder Plectenchyms (Textfig. 12). Es ist 4—8 Zellagen dick und zählt in der Richtung parallel der Epidermis auf medianen Längsschnitten 50—70 Zellen. Die Größe der einzelnen Zellen wechselt stark. Sie gehen ohne scharfen Übergang nach oben in die Zellen des lockeren Gewebes, nach unten in die des normalen Mycels über. Das für die Sporenbildung vorbereitete junge Aecidium hat nun ungefähr die Gestalt eines Rotationsellipsoides angenommen (Textfig. 12.), dessen längere Achsen parallel der Blattoberfläche verlaufen und dessen kurze Achse (Rotationsachse) zur Blattoberfläche senkrecht steht. Vom jungen Aecidium führen an einzelnen Stellen zum Blattinnern lockere, in den Interzellularen verlaufende Hyphenstränge. Sie zeigen den Weg, den die das Aecidium bildenden Hyphen genommen haben. Rings um das

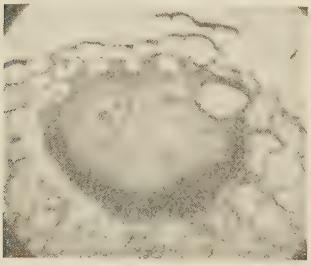


Fig. 12. Junges Aecidium vor der Befruchtung, Paarungsgewebe und lockeres Gewebe fertig ausgebildet.

junge Aecidium sind die Zellen des Wirtes mehrere Schichten weit verändert. Durch den vom wachsenden Aecidium ausgeübten Druck erfolgte eine Verbiegung der Wände, die mit einer Verkleinerung der Zellumina verbunden war.

2) Die Befruchtung.

In dem pseudoparenchymatischen, plasmareichen Gewebe finden die Paarungen der Zellkerne statt. Das Gewebe soll deshalb „Paarungsgewebe" genannt werden. Für das darüber liegende Gewebe mag die Bezeichnung „lockeres Gewebe" beibehalten werden.

Die Paarung der Zellkerne geht in der Weise vor sich, daß die Längswand zwischen zwei benachbarten Zellen des Paarungsgewebes aufgelöst wird (Tafelfig. 1 u. 2). Es entsteht zuerst ein kleines Loch in den beiden zwei Paarungszellen von einander trennenden Wänden, das allmählich größer wird, bis oft keine Spur mehr von den ursprünglich trennenden Wänden zu finden ist. Diese Doppelzelle wird von Christman (1905) „Basalzelle", von Olive „Fusionszelle" genannt. Über die Abstammung der in Paarung befindlichen Zellen ist bisher nichts bekannt geworden. Auch mir war es unmöglich, darüber irgend etwas festzustellen. Wie schon erwähnt wurde, laufen die Hyphen, aus denen das Paarungsgewebe entsteht, derartig durcheinander, daß mir bei Endophyllum jeder Versuch, diesen Knäuel zu entwirren, mißglückte. Meine Arbeit enthält also in diesem Punkte eine Lücke, die auszufüllen um so wichtiger wäre, als wir über das Zustandekommen der Aecidienbecher noch sehr wenig wissen. Wenn man das Aecidium mit einem Discomycetenfruchtkörper, etwa dem von Pyronema vergleicht, bei dem sämtliche ascogene Hyphen auf einige wenige, einer Ursprungshyphe aufsitzende Ascogone zurückführbar sind, so möchte man vermuten, daß es bei den Aecidiosporen bildenden Hyphen ähnlich sei. Es wäre dann erklärlich, weshalb die Aecidien in der Ansicht von oben meist so scharf umschrieben sind. Bisher deuten aber nur vereinzelte Befunde, z. B. die von H. M. Richards (1896) darauf hin. Vielleicht gelingt es, ein zur Untersuchung geeignetes Objekt zu finden. Endophyllum ist dafür denkbar ungünstig, viel ungünstiger noch, als die bisher von Christman (1905, 1906), Kurssanow (1910) und Dittschlag (1910) studierten Objekte.

In den bisher bekannten Fällen lag die zwei Paarungszellen ursprünglich trennende Wand stets in der Wachstumsrichtung der Sporenreihen, bei Endophyllum liegt sie oft senkrecht dazu (Fig. 1 und 3). Die durch Vereinigung der Paarungszellen neugebildete Fusionszelle ist etwa doppelt so groß als eine einkernige Zelle aus dem Paarungsgewebe. Die in der Fusionszelle liegenden Kerne stammen aus zwei ursprünglich selbständigen, von einander durch eine Wand getrennten Paarungszellen. Das erste Kernpaar besteht sicher nicht aus Geschwisterkernen im Sinne Maire's (1900). Seine Annahme, daß das erste Kernpaar durch Teilung eines einzigen Kernes derselben Zelle sich bilde, dürfte also kaum zutreffend sein!

3. Die erste Teilung der Fusionszelle und die Entstehung der Sporenreihen.

Bald nach ihrer Entstehung beginnt die Fusionszelle sich weiter zu entwickeln. Das Kernpaar teilt sich konjugiert, d. h. es findet gleichzeitige Teilung der beiden Kerne statt. Der Vorgang der konjugierten Kernteilung soll später genauer erörtert werden. Tafelfig. 3 zeigt den Anfang der Kern-

teilung. Aus der ersten konjugierten Kernteilung gehen zwei Kernpaare hervor (Tafelfig. 4 und 5), die zunächst dicht beieinander liegen bleiben (Tafelfig. 4). Der Prozeß der Entstehung von Fusionszellen beginnt in der Mitte des jungen Aecidiums und schreitet zum Rande hin vorwärts. Je mehr Fusionszellen entstehen, um so mehr verliert das aus einkernigen Zellen bestehende Paarungsgewebe an Mächtigkeit und dieser Eindruck wird noch verstärkt, wenn die Fusionszellen im Laufe ihrer Entwicklung an Größe zugenommen haben.

Die vierkernige Basalzelle wächst etwas heran, die Kernpaare rücken auseinander (Tafelfig. 5), und zwischen ihnen entsteht (Tafelfig. 5) bald die erste Wand, durch die von der Fusionszelle die erste Sporenmutterzelle abgeschnitten wird (Tafelfig. 13). Nach der Bildung dieser treten die Zellkerne der Basalzelle wieder in konjugierte Teilung ein (Tafelfig. 13), und durch eine neue Wand zwischen den beiden Tochterkernpaaren entsteht die zweite Sporenmutterzelle. Dieser Vorgang wiederholt sich in der Basalzelle noch mehrmals. Die von der Fusionszelle abgegliederte Sporenmutterzelle wächst heran und teilt sich noch einmal in eine nach auswärts gelegene größere und eine nach innen gelegene kleinere Zelle. Die größere Zelle ist die junge Spore, die kleinere die Zwischenzelle. Die Figuren 14—15, 17—19 sind Kernteilungsfiguren aus Sporenmutterzellen. Es entsteht schließlich eine Reihe, unten beginnend mit der Fusionszelle, an die sich eine bis mehrere Sporenmutterzellen, weiter auswärts abwechselnd je eine Zwischenzelle und Spore anschließen (Tafelfig. 6 und 8). Solange die jungen Sporen im Reihenverbande bleiben, nehmen sie bedeutend an Größe zu. Die Zwischenzellen bleiben klein, werden bald von den sich ausdehnenden Sporen zerdrückt, so daß sie nur noch als winzige Anhängsel derselben erscheinen, bis sie schließlich ganz verschwinden. Solange eine Spore im Wachstum begriffen ist, bleibt ihre Wand unverändert dünn. Erst wenn mit dem Verschwinden der Zwischenzellen die Reihen an ihren äußeren Enden zu zerfallen beginnen, fängt die Membran an, sich zu differenzieren. Man erkennt bald zwei dickere Schichten, außen das Exospor, innen das aus mehreren Lamellen bestehende Endospor. Auf dem Exospor legt sich ein Netz aus kleinen Leisten an (Tafelfig. 23), die bei der Einstellung des Mikroskopes auf den Rand der Spore als haarfeine Stäbchen erscheinen. Das Endospor wird dunkler und läßt im ausgebildeten Zustande mehrere dünne Schichten erkennen. Während dieses Prozesses ist das Kernpaar der Spore zu einem einzigen großen Kern verschmolzen. Die Einzelheiten über das Verhalten der Kerne sollen später eingehender dargestellt werden.

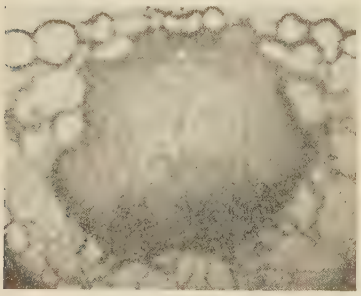


Fig. 13. Aecidium bald nach der Befruchtung, Anfang der Reihenbildung.

Da die ersten Fusionszellen in der Mitte des Aecidiums entstehen, entwickeln sich auch dort die ersten Sporenmutterzellen und jungen Sporen. Die Entwicklung schreitet mit ziemlich gleicher Schnelligkeit nach allen Richtungen zum Rande fort. Dadurch entsteht ein Sporenkegel, dessen abgerundete Spitze in der Mitte des Aecidiums liegt (Textfig. 13). Die kegelförmige Sporenmasse drängt durch ihr Wachstum das lockere Gewebe zunächst im ganzen vor sich her. Die Zellen des lockeren Gewebes werden

dabei zusammengedrängt, was nur mäßig in der Textfigur 13 zu erkennen ist. Bald zerreißt es und seine Reste werden gegen die das Aecidium überdeckende Epidermis zusammengeschoben.

4. Die Pseudoperidie.

Aus den peripherischen Reihen des Aecidiums entsteht die Pseudoperidie (Textfig. 14, Rand), die aber bei Endophyllum nicht so gut ausgebildet ist wie bei vielen anderen Aecidien. Die Basalzelle einer peripherischen Reihe gliedert wie die anderen zahlreiche Sporenmutterzellen ab. Diese teilen sich in der Regel nicht weiter, sondern umgeben sich mit einer starken gestreiften Membran, die die der Aecidiosporen an Dicke übertrifft. Die Zellen der Pseudoperidie werden so groß wie die Sporen. Das Protoplasma wird fast verbraucht, die Kerne bleiben klein und schrumpfen etwas, sind aber noch in den ältesten Zellen der Pseudoperidie nachweisbar. Ziemlich häufig entstehen in den jungen Zellen der Pseudoperidie durch konjugierte Kernteilung zwei Kernpaare, ohne daß es zu einer Wandbildung zwischen ihnen kommt. Seltener wird zwischen den Kernpaaren einer Pseudoperidienzelle eine Wand gebildet. In diesem Falle entstehen also die Homologa von Spore und Zwischenzelle. Doch behalten die Zellen dann den Charakter von Pseudoperidienzellen bei. Dementsprechend wird auch die Membran der Zwischenzelle verdickt und die Zwischenzelle geht nicht zugrunde. Ob diejenigen Zellen der Pseudoperidie, die in einer der Epidermis der Wirtspflanze parallelen Schicht liegen, die Endzellen der mittleren Sporenreihen darstellen, wie besonders klar aus den Bildern von Dittschlag (1910) hervorgeht, hat sich nicht feststellen lassen, da wesentliche Unterschiede zwischen den Endzellen und den anstoßenden älteren Sporen einer Reihe nicht zu beobachten waren.

Unter dem Druck der wachsenden Sporenmasse werden die über einem Aecidium liegenden Epidermiszellen der Wirtspflanze zuerst emporgehoben, dann entsteht ungefähr in der Mitte ein kleines Loch, das durch die nachdrängenden Sporen vergrößert wird. Die charakteristische Becherform der Aecidien tritt bei Endophyllum wohl wegen der großen Ausdehnung der Sporenlager nicht besonders hervor (Textfig. 14). Nach Öffnung der Aecidien beginnt eine sehr intensive Sporenbildung (Textfig. 14), die bei einem Aecidium drei bis vier Tage dauern kann. Werden die Sporen nicht weggeweht, dann entsteht auf dem Aecidium ein zylinderförmiges Sporenhäufchen, das innerhalb 24 Stunden um etwa ½ mm an Höhe zunehmen kann.

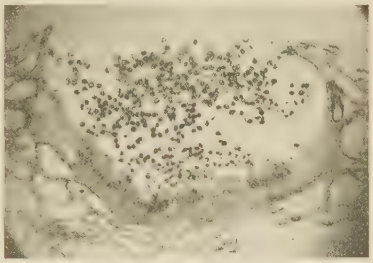


Fig. 14. Reifes und geöffnetes Aecidium mit reifen, z. T. schon gekeimten Sporen.

5. Verzweigung der Sporenreihen.

Bis vor kurzem war nur von Uredo- und Teleutosporen (Blackman 1906 und Christman 1907) bekannt, daß aus ihren Basalzellen durch Verzweigung mehrere Sporenreihen hervorgehen können. Daß Verzweigungen ähnlicher Art auch bei Aecidiosporenreihen auftreten, zeigte Dittschlag (1910) bei Puccinia Falcariae und ich konnte die Erscheinung auch an Endophyllum nachweisen. Jede Verzweigung beginnt mit

einer konjugierten Kernteilung in einer Basalzelle, aus der ein größeres und ein kleineres Kernpaar hervorgehen. Fast gleichzeitig entsteht an einer Seite der Basalzelle eine kleine Ausstülpung. In diese wandert das kleinere Kernpaar hinein (Tafelfig. 6), während das größere in der Mutterzelle zurückbleibt. Die Ausstülpung wird größer (Tafelfig. 7) und entwickelt sich zu einer sekundären Basalzelle, die genau wie eine aus den Paarungszellen unmittelbar entstandene Basalzelle Sporenmutterzellen und aus diesen durch Zweiteilung je eine Zwischenzelle und Spore bildet. In dem durch Tafelfig. 8 dargestellten Fall scheint die Verzweigung der Basalzelle schon in früher Jugend stattgefunden zu haben. Der tief liegende Ansatz der seitlichen Sporenkette deutet darauf hin.

6. Dreikernige Fusionszellen und Sporen.

Außer den regulären Fusionszellen mit zwei Kernen treten in jedem Aecidium Fusionszellen mit drei Kernen auf. Diese teilen sich konjugiert und es entstehen Sporen mit drei Kernen. Diese Tatsache war schon Blackman (1904) bekannt. Er ist geneigt, sich die Erscheinung so zu erklären, daß entweder eine Zuwanderung eines dritten Kernes in eine reguläre zweikernige Fusionszelle oder Teilung eines ihrer Kerne stattfände. Bei Endophyllum Sempervivi konnte ich feststellen, daß die erste der beiden Möglichkeiten zutrifft. Eine Wand zwischen einer zweikernigen Zelle, die mit allen Merkmalen einer Fusionszelle ausgestattet ist, und einer einkernigen Zelle löst sich und der Kern der letzteren schlüpft in die Fusionszelle ein (Tafelfig. 9). Die so entstandene dreikernige Basalzelle bildet dreikernige Sporenmutterzellen (Tafelfig. 10) und aus ihnen gehen Sporen mit drei Kernen hervor (Tafelfig. 11 und 12). Manchmal ist von den drei Sporenkernen einer beträchtlich kleiner als die anderen (Tafelfig. 12). Vielleicht läßt die Beobachtung darauf schließen, daß einer der Kerne degeneriert. Die Weiterentwicklung der dreikernigen Sporen zu verfolgen, gelang mir nicht.

7. Konjugierte Kernteilung.

Blackman (1904) hat schon bewiesen, daß die Teilungsweise der gepaarten Kerne im Grunde dieselbe ist, wie die der Einzelkerne; nur befinden sich bei der konjugierten Teilung die bei einander liegenden Kerne in gleicher Phase. Bei Endophyllum Sempervivi tritt konjugierte Teilung allein in den Fusionszellen und Sporenmutterzellen auf.

Die konjugierte Teilung wird durch das Verschwinden der Membran beider Kerne und durch Änderung der Anordnung der Chromatins eingeleitet (Tafelfig. 3). Die Nukleolen treten in das Cytoplasma ein und bleiben unweit der Teilungsfigur liegen (Tafelfig. 13). In den meisten Fällen bleiben sie während der ganzen Teilung erhalten (Tafelfig. 14—17) und sind bisweilen noch vorhanden, wenn die jungen Kerne schon wieder im Begriff sind, eine Membran zu bilden (Tafelfig. 15); manchmal sind sie jedoch schon zur Zeit der Anaphase zugrunde gegangen oder wenigstens nicht nachzuweisen. Die Kernteilung kann ich nur in allgemeinen Zügen schildern. Einzelheiten traten nicht deutlich genug zutage, da die Kernteilungsfiguren recht klein sind. Wenn die Kernmembranen eben verschwunden sind, liegt das Chromatin noch klumpig zusammen (Tafelfig. 13). Die Zahl der Chromosomen konnte ich auch bei starker Differenzierung nicht feststellen. Bei der Teilung rücken die Chromosomen mit ungleicher Geschwindigkeit vorwärts (Tafelfig. 14) und

legen sich schließlich zu vier mehr oder minder dichten Gruppen zusammen (Tafelfig. 15—18). Nach kurzer Zeit entstehen die neuen Kernmembranen und die beide Kernpaare trennende Wand (Tafelfig. 18 und 19).

8. Kernverschmelzung und Sporenkeimung.

Die ersten Veränderungen an den Kernpaaren treten kurz nach der Entstehung der Spore auf, während sie im Reihenverbande ihre spätere Größe erreicht. Mitten in den Kernen liegen dunkle, aus Chromatin und Nukleolus bestehende Klumpen zusammengeballt, ohne daß Einzelheiten erkennbar wären (Tafelfig. 8). Diese Massen wandern zu Beginn der Sporenentwicklung von der Mitte des Kernes zur Seite. Bald darauf lassen sich Chromatin und Nukleolus in den Kernen unterscheiden (Tafelfigur 20). In diesem Stadium pflegt die Spore sich aus dem Verbande ihrer Reihe zu lösen und ihre Wand beginnt die charakteristische Struktur anzunehmen. Das Chromatin, das vorher (Tafelfig. 20) in einer ziemlich homogenen Masse nur einige dunkle Körperchen erkennen ließ, zeigt jetzt mehr die Struktur eines noch nicht ausgebreiteten Netzes mit vielen Knoten. Die Beobachtung feinerer Kerneinzelheiten wird bei Endophyllum durch die dicke und zu dunkel gefärbte Sporenmembran beeinträchtigt. Nachdem das Chromatin deutliche Netzstruktur angenommen hat, legen sich die beiden Sporenkerne aneinander (Tafelfigur 21). Eine Gesetzmäßigkeit in ihrer gegenseitigen Lage, etwa der Art, daß einerseits die Nukleolen, andererseits die Chromatinmassen neben einander zu liegen kommen, ist nicht zu bemerken. Bald darauf verschwindet die trennende Wand zwischen den Kernen (Tafelfig. 21), so daß ein Raum für den Inhalt beider Kerne geschaffen wird. Aus dem Kernpaar ist damit ein großer Kern geworden (Tafelfig. 22), in dem die beiden Nukleolen zunächst noch einzeln erkennbar bleiben, während das Chromatin der beiden ursprünglichen Kerne sich wie ein Netz durch die ganze Kernhöhlung ausspannt. Bald darauf vereinigen sich auch die Nukleolen zu einem einzigen, der Kern wächst noch etwas und tritt darauf in ein kurzes Ruhestadium (Tafelfig. 23). Zu dieser Zeit hat die Spore ihre definitive Größe erreicht. Auf dem Exospor sind die Leisten fertig ausgebildet, das Endospor erscheint ziemlich dick und ist in manchen Fällen deutlich geschichtet (Tafelfig. 24, 25). Im Kern liegt ein großer Nukleolus. Das Chromatin hat seine Netzstruktur wieder verloren und statt seiner sind ziemlich viele Chromatinkörnchen, teils gröbere, teils feinere, namentlich an der Kernwand sichtbar (Tafelfig. 23 und 24). Durch die Kernhöhle ziehen sich vereinzelt einige farblose Lininstränge, die Reste des ursprünglichen Netzes, hin und wieder noch mit etwas Chromatin beladen.

Nach dem kurzen Ruhestadium nimmt das Chromatin langsam wieder Netzstruktur an. In den Figuren 24, 25, 26 sind die aufeinander folgenden Stadien wiedergegeben. Dem Zustand der Netzstruktur des Chromatins folgt ein Zustand, der mit der Synapsis der höheren Pflanzen große Ähnlichkeit zeigt und deshalb ebenfalls als Synapsis angesehen werden soll. Das Chromatinnetz zieht sich nämlich ganz allmählich zu einem dichten Haufen zusammen und legt sich ebenso wie der Nukleolus an einer anscheinend beliebigen Stelle der Kernwand an. Die Übergänge aus dem Zustand der Netzstruktur bis zur eben beschriebenen neuen Anordnung sind aus den Figuren 28—30 zu erkennen. Die in Fig. 31 dargestellte Lage ist der Höhepunkt der Synapsis. Bald lockert sich der dichte Chromatinknäuel und dunkle Stäbchen fangen an, in den freien Raum der Kernhöhle zurückzutreten (Fig. 32). Kurze

Zeit später erkennt man, daß sich aus der gesamten Chromatinmasse verhältnismäßig wenige Chromatinkörperchen herausdifferenzieren. In der Fig. 33 kann man acht Stück zählen. Man hat vielleicht Doppelstäbchen vor sich. Mit Sicherheit ist aber die wahre Gestalt der Körperchen nicht festzustellen, weil die Objekte zu klein sind. Will man diesem Stadium einen besonderen Namen geben, so wird man es als Diakinese bezeichnen müssen.

Der Kern tritt nun bald in Teilung ein. Es wird eine im Vergleich zur Größe des Kernes auffallend kleine Spindel gebildet (Fig. 34), von derselben Gestalt wie die Teilungsfigur eines Einzelkernes aus einem Kernpaar (Fig. 14). Die Tochterkerne ähneln den aus einer konjugierten Teilung hervorgegangenen jungen Kernen, die in Figur 15 dargestellt sind. Wie Fig. 36 zeigt, liegen die jungen Kerne zunächst dicht beieinander, rücken bald darauf voneinander weg (Fig. 37) und teilen sich nochmals. Die zweite Teilung findet noch in der Spore (Fig. 39) oder erst im Promycel statt (Fig. 38); äußerlich zeigt sie nichts besonderes. Die Beobachtungen haben schließlich ergeben, daß aus dem Verschmelzungskern in der Spore durch zwei kurz aufeinander folgende Teilungen vier Kerne hervorgehen.

Über die Entwicklung des Promycels ist viel Neues nicht zu berichten. Eine mehr oder minder große Blase (Fig. 27) stülpt sich, indem sie das Exospor durchbricht (Fig. 24) vor und streckt sich zu einem zylindrischen Schlauch von bekannter Form. Der Kern (Fig. 27) oder, falls schon Teilungen in der Spore stattgefunden haben, die Kerne, bezw. die Spindeln (Fig. 35) wandern in den Keimschlauch ein, nachdem die Hauptmasse oder das gesamte Plasma die Spore verlassen hat. Die erste Wand im Promycel ist auch nach längerer Zeit noch daran wiederzuerkennen, daß sie dicker ist, als die später entstehenden Wände. Manchmal entsteht die erste sichtbare Wand in der Mitte des Promycels, wo sonst in der Regel die zweite Wand liegt. Ob in diesem Falle das Promycel gegen den Sporenhohlraum überhaupt nicht abgegrenzt wird oder ob die erste Wand vom Exospor verdeckt wird, bleibt unsicher. Das Promycel wird in der Mitte durch eine Wand halbiert und die entstandenen Tochterzellen werden wieder halbiert (Fig. 38 und 40). Sobald dies geschehen, fällt oft die leere Sporenhülle ab (Fig. 40, 42, 43). Jede Zelle des Promycels bildet dann eine Sporidie. Zunächst wächst aus jeder Zelle eine Vorstülpung heraus (Fig. 41), die an der Spitze zu einer anfangs kernlosen Blase, der Sporidie anschwillt. Aus der Promycelzelle wandert dann der Kern in das Sterigma (Fig. 42). Wenn er an die enge Stelle zwischen Sterigma und Sporidie kommt, streckt er sich in die Länge und wandert in diesem Zustande in die Sporidie hinein (Fig. 42). Das Loch an der Übergangsstelle vom Sterigma in die Sporidie schließt sich und die einkernige Sporidie fällt ab (Fig. 45_1). Die Keimung der Sporidie erfolgt sofort, indem sie einen Schlauch treibt, in den der Kern hineinwandert (Fig. 45_3 und 45_4).

Damit ist die häufigste Art und Weise der Keimung und Sporidienbildung geschildert. Nicht selten zeigen sich Abweichungen. Die Spore treibt bei der Keimung bisweilen an zwei einander gegenüberliegenden Stellen Ausstülpungen (Fig. 25). Mehr als zwei Keimschläuche sind jedoch nie beobachtet worden. Beide Ausstülpungen können zu einem Keimschlauch auswachsen; doch tritt die Hauptmenge des Plasmas und der Kern nur in den einen Keimschlauch. In Fig. 41 ist dieser Fall dargestellt. Die Spore hatte zwei Keimschläuche entsendet, die zu gleicher Länge heranwuchsen. Aber nur der eine Keimschlauch hat sich zu einem vierzelligen Promycel entwickelt. Im andern Keimschlauch, von dem in der Zeichnung (Fig. 41) nur ein Stückchen wieder-

gegeben ist, war nur ganz wenig Plasma vorhanden. Eine andere Erscheinung, die noch der Erwähnung bedarf, betrifft die Teilung der Kerne in den Promycelzellen. Der Kern von manchen Promycelzellen teilt sich in zwei, einer oder beide Tochterkerne teilen sich noch einmal, so daß drei (Fig. 43) oder vier Kerne in einer Promycelzelle vorhanden sein können. In das Sterigma tritt dann nur ein Kern hinein, während der oder die anderen Kerne zunächst in der Promycelzelle zurückbleiben (Fig. 44). Nach der Entstehung der ersten Sporidie wird an einer anderen Stelle auf einem anderen Sterigma eine zweite Sporidie gebildet. So erklärt sich die anfangs erwähnte Tatsache, daß Promycelien mit mehr als vier Sporidien entstehen können. Mitunter teilt sich der Kern erst in der Sporidie, so daß Sporidien mit zwei Kernen entstehen (Fig. 45_2), die nicht anders keimen als die Sporidien mit einem Kern (Figur 46).

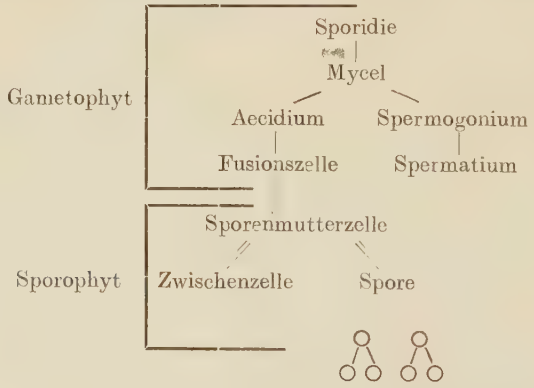
Auffällige Unregelmäßigkeiten in der Keimung der Sporen sind von mir nicht beobachtet worden. Nypels (1908) und Maire (1900) berichten von häufiger auftretenden Unregelmäßigkeiten, von denen besonders hervorzuheben sind, daß manche Sporen nicht wie Teleutosporen, sondern wie typische Aecidiosporen keimten. Sie trieben einen langen, einfachen oder verzweigten Faden. Querwände wurden nicht eingeschaltet, ebensowenig Sporidien gebildet. Diese Erscheinungen sollen unter normalen Keimungsbedingungen eingetreten sein. Nypels und Maires Beobachtungen haben sich an dem zu dieser Untersuchung benutzten Material nicht bestätigen lassen.

9. Reduktionsteilung und Generationswechsel.

Man vergegenwärtige sich noch einmal die bemerkenswertesten Ereignisse im Lauf der Entwicklung von Endophyllum Sempervivi: die Paarung zweier Zellen und die damit verbundene Entstehung der Fusionszelle, aus dieser durch konjugierte Kernteilung die Abschnürung der Sporenmutterzellen und ihre Teilung in Spore und Zwischenzelle, die Kernverschmelzung in der Spore und die Teilung des Verschmelzungskernes durch zwei aufeinanderfolgende Schritte in die vier Promycelkerne. Es handelt sich nun um die Beantwortung der Frage nach den Beziehungen dieser Vorgänge untereinander und ihrer Bedeutung für die Entwicklung des Pilzes. Die Paarung der Zellkerne und die damit verbundene Entstehung der fertilen Zelle ist ebenso wie bei den von Blackman (1904) und Christman (1905) untersuchten Formen ein Befruchtungsprozeß. Die Befruchtung ist aber nicht mit sofortiger Verschmelzung der Geschlechtskerne verknüpft, was ja auch schon von anderen Uredineen hinlänglich bekannt ist. Die zusammengetretenen Kerne teilen sich noch mehrmals konjugiert, bevor sie in der reifen Spore miteinander verschmelzen. Der Verschmelzungskern führt doppelt so viel Chromosomen als jeder einzelne der konjugierten Kerne, aus denen er entstanden ist. Die Teilung des Verschmelzungskernes ist sicher als Reduktionsteilung aufzufassen. Dann wäre sein erster Teilungsschritt die heterotypische, sein zweiter die homöotypische Teilung. Genau hat sich das wegen der Kleinheit des Objektes nicht nachweisen lassen. Überhaupt ist die Zahl der Chromosomen bis jetzt an keiner Uredinee festgestellt worden. Blackman (1904) und Christman (1905) geben keine Zahlen an. Vor ihnen versuchten mehrere Forscher allein aus den bei der konjugierten Kernteilung gewonnenen Beobachtungen die Zahl der Chromosomen zu bestimmen. Poirault und Raciborski (1895) nahmen bei den von

ihnen untersuchten Rostpilzen nur ein Chromosom an, sicher mit Unrecht. Sappin Trouffy (1896) und R. Maire (1900) folgerten aus gewissen, meinen Figuren 15 und 16 ähnlichen Bildern, daß die Uredineen zwei Chromosomen hätten. Das behauptet Maire (1900) auch von den Endophyllumarten. Endophyllum Sempervivi hat aber sicher mehr als zwei Chromosomen, wahrscheinlich acht (Fig. 33). Eine weitere Erörterung über die Zahl der Chromosomen bei den Uredineen überhaupt und bei Endophyllum Sempervivi ist jedoch müßig, solange nicht die Vorgänge bei der konjugierten und der Reduktionsteilung genauer bekannt sind.

Trotzdem bei Endophyllum Sempervivi die Einzelheiten der Reduktionsteilung, insbesondere die Chromosomenreduktion nicht ausreichend bekannt sind, genügen die beobachteten Tatsachen, nämlich die Paarung zweier Zellen mit je einem Kern, die Verschmelzung des Kernpaares und die Teilung des Verschmelzungskernes in die vier Kerne des Promycels zum Nachweis, daß Endophyllum Sempervivi ebenso wie andere genauer untersuchte Uredineen einen echten Generationswechsel besitzt. Im Gametophyten von Endophyllum Sempervivi haben alle Zellen je einen Kern mit einfacher Chromosomenzahl. Im Sporophyten haben die Zellen zwei Kerne, die zunächst nebeneinander bestehen und später in der Spore verschmelzen. Die Anwesenheit der Kernpaare beweist also, daß in den Sporophytenzellen schon vor der Verschmelzung der Kerne die doppelte Chromosomenzahl, allerdings auf zwei Kerne verteilt, vorhanden ist. Zum Gametophyten gehören die Sporidie, das Mycel, die Spermogonien mit den Spermatien und die Aecidien bis zur Entstehung der Fusionszelle. Der Sporophyt besteht nur aus zweierlei Zellen, den Sporen und Zwischenzellen, die aus den Sporenmutterzellen entstehen. Das Entwicklungsschema wäre folgendes, wenn man den am häufigsten vorkommenden Fall betrachtet, daß die eben reduzierten Kerne unmittelbar die Kerne für die Sporidien abgeben:



Theoretische Erörterungen.

Vergleich des Entwicklungsganges von Endophyllum Sempervivi mit dem von Endophyllum Euphorbiae silvaticae.

Denselben Entwicklungsgang, den Endophyllum Sempervivi besitzt, darf man auch für E. Euphorbiae silvaticae

voraussagen. Maires (1900) Angabe, daß das Kernpaar in den Sporen von Endophyllum Sempervivi nicht verschmelze, hat sich als falsch herausgestellt und man darf behaupten, daß auch Sappin-Trouffys (1896) Meinung, das Kernpaar in den Sporen von Endophyllum Euphorbiae verschmelze nicht, sich ebenfalls als falsch erweisen wird. Schon aus seinen Abbildungen ist deutlich zu erkennen, welchen Fehler Sappin-Trouffy gemacht hat. Er muß übersehen haben, daß die Kerne in der Spore verschmelzen und daß häufig schon in derselben die heterotypische Teilung erfolgt. Die beiden Kerne, die er auf ihrer Wanderung in den Keimschlauch gesehen und gezeichnet hat, zeigen das Gepräge der Kerne, die bei Endophyllum Sempervivi aus der heterotypischen Teilung des Verschmelzungskernes hervorgehen. Diese Kerne sind bei Endophyllum Sempervivi schon durch ihre geringere Größe von den ursprünglichen beiden Kernen in den Aecidiosporen, bevor sie zur Verschmelzung gekommen sind, deutlich zu unterscheiden. Sie zeigen ferner eine ganz verschiedene Struktur des Chromatins. Der Nukleolus ist in den Kernen vor der Verschmelzung groß und deutlich, aber in den aus der ersten Teilung des Verschmelzungskernes entstandenen Kernen zwischen den Chromatinkörnern nicht als Nukleolus zu identifizieren. Ebenso wie die aus der heterotypischen Teilung bei Endophyllum Sempervivi hervorgegangenen Kerne sehen die Kerne aus, die nach Sappin Trouffys (1896) Zeichnungen bei Endophyllum Euphorbiae silvaticae zur Zeit der Keimung die Spore verlassen. Die Ähnlichkeit dieser Kerne mit den entsprechenden von Endophyllum Sempervivi ist nicht zu verkennen. Sappin Trouffy (1896) wird also die aus der heterotypischen Teilung hervorgegangenen Kerne mit den ursprünglich in der Spore vorhandenen verwechselt haben.

Zusammenfassung.

Die Resultate der Untersuchungen an Endophyllum Sempervivi lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen. Aus der Sporidie entwickelt sich das Mycel des Gametophyten mit einkernigen Zellen. An ihm entstehen die Spermogonien mit Spermatien und Aecidien. Die Funktion der Spermatien ist unbekannt. Im Grunde des Aecidiums erfolgt durch Auflösen der Längswände zwischen zwei einkernigen Zellen die Bildung der Fusionszellen, die durch die Paarung zwei Kerne erhalten. Hiermit beginnt der Sporophyt. Nach voraufgegangener konjugierter Kernteilung gliedert die Basalzelle die Sporenmutterzelle ab, die sich in die Zwischenzelle und Spore teilt. Jedes dieser Gebilde hat durch konjugierte Kernteilung ein Kernpaar erhalten, das von dem ersten Kernpaar in der Fusionszelle abstammt. In den Sporen verschmelzen die Kerne. Darauf erfolgt in der Spore oder im Promycel die Reduktionsteilung, deren Einzelheiten, wie z. B. die Zahl der Chromosomen, unklar geblieben sind. Das Promycel hat in der Regel vier Zellen mit je einem Kern. Dieses sind die reduzierten Kerne. Aus einer Promycel-

zelle entsteht meistens nur je eine Sporidie mit einem Kern. Es ist bei Endophyllum Sempervivi ein echter Generationswechsel vorhanden.

Figurenerklärung.

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates angefertigt. Die Figuren 1—33, 35, 39—40, 43—45 wurden nach Schnittpräparaten, Figuren 34, 36 - 38, 41 und 42 nach Freihandpräparaten angefertigt (siehe Untersuchungsmethoden No. 2. Fixierung). Die Präparate waren mit Saffranin, Gentianaviolett-Orange G oder mit Eisenhämatoxylin, Eosin-Nelkenöl gefärbt. Zeiß Comp. Ocular 4, 8, 12 in Verbindung mit der homogenen Immersion 2 mm, num. Ap. 1,3 resp. 1,4.

Fig. 1. Stück aus dem Paarungsgewebe, unten an die Haut einer Kristallsandzelle des Wirtes, oben an das lockere Gewebe angrenzend. Zellfusion durch Auflösen einer Längswand.

Fig. 2. Desgl. wie Fig. 1. Der eine Zellkern gerade in der Wandlücke steckend.

Fig. 3. Desgl. wie Fig. 1. Nach der Zellfusion durch Wandauflösung Beginn der Entwicklung durch konjugierte Kernteilung: Kernwand fast aufgelöst, Chromatin vom Nukleolus getrennt; frühe Prophase.

Fig. 4. Teilung des ersten Kernpaares in zwei Tochterpaare. Stadium kurz vor der Bildung der ersten Wand.

Fig. 5. Basalzelle durch Kopulation zweier Paarungszellen aus den beiden äußersten Reihen des Paarungsgewebes entstanden. Vier Kerne nach einer konjugierten Teilung. Beginn der Wandbildung zwischen den Kernpaaren.

Fig. 6. Reihe von der Basalzelle ausgehend mit vier Sporen und vier Zwischenzellen. An den älteren Sporen Beginn der Wandverdickung. In der Basalzelle oben links in der Ausstülpung ein kleines Kernpaar, die konjugierten Kerne für einen Seitenzweig.

Fig. 7. Der von der Basalzelle ausgehende Zweig ist deutlicher geworden. Die Ausstülpung hat an Länge zugenommen. Das in der Ausstülpung liegende Kernpaar hat noch nicht die normale Größe erreicht.

Fig. 8. Drei Sporenreihen, bestehend aus Basalzellen, Sporenmutterzellen, Sporen und Zwischenzellen. Die mittlere Reihe ist durch Verzweigung der am weitesten rechts stehenden Reihe entstanden.

Fig. 9. Paarungsgewebe. Entstehung einer dreikernigen Basalzelle durch Einwanderung eines dritten Kernes in eine zweikernige Fusionszelle.

Fig. 10. Dreikernige Basalzelle mit der ersten dreikernigen Sporenmutterzelle.

Fig. 11. Dreikernige Spore.

Fig. 12. Spore mit drei Kernen. Etwas vorgeschritteneres Stadium als in Fig. 11. Nur zwei Kerne haben sich weiter entwickelt, der dritte degeneriert.

Fig. 13. Konjugierte Kernteilung in einer Basalzelle nach der Abschnürung der ersten Sporenmutterzelle. Stadium: Prophase. Die Nukleolen haben sich vom Chromatin getrennt und sind in das umgebende Plasma getreten. Das Chromatin hat sich verdichtet.

Fig. 14. Sporenmutterzelle. Anaphase der konjugierten Kernteilung. Die alten Nukleolen noch vorhanden, zwei Spindeln.

Fig. 15. Sporenmutterzelle. Telophase der konjugierten Kernteilung. Die alten Nukleolen noch vorhanden.

Fig. 16. Basalzelle. Anaphase der konjugierten Kernteilung.

Fig. 17. Sporenmutterzelle. Die Spindelfasern sind verschwunden. Sonst wie Fig. 16.

Fig. 18. Sporenmutterzelle. Teilung in Spore und Zwischenzelle bald vollzogen, die junge Wand fast vollendet. Reste von den Spindelfasern noch vorhanden. Die jungen Kerne in verschiedenen Stadien der Telophase. Die alten Nukleolen verschwunden.

Fig. 19. Teilung der Sporenmutterzelle in Spore und Zwischenzelle vollendet. In den Zellen je ein Kernpaar.

Fig. 20. Junge Sporen mit Zwischenzellen. Chromatin napfförmig, darin der Nukleolus. Sporenwand noch nicht verdickt.

Fig. 21. Junge freie Spore. Wandskulptur auf dem Exospor vollendet. Endospor noch dünn. Das Chromatin hat Netzstruktur angenommen. Die Kerne haben sich zur Verschmelzung aneinander gelagert, und die trennende Wand zwischen ihnen ist aufgelöst.

Fig. 22. Spore mit fertig ausgebildeter Wand. Im Verschmelzungskern schon ein einheitliches Chromatinnetz, aber die beiden Nukleolen noch selbständig.

Fig. 23. Völlig reife Spore. Kern im Ruhestadium. Chromatin und Nukleolus der Kernwand angelagert.

Fig. 24. Keimung einer reifen Spore mit einem Keimporus. Endospor geschichtet. Der Kern beginnt das Ruhestadium zu verlassen. Das Chromatin beginnt wieder Netzstruktur anzunehmen.

Fig. 25. Keimung einer Spore mit zwei Keimporen. Im Kern hat das Chromatin nach dem Ruhestadium Netzstruktur angenommen.

Fig. 26. Spore mit dem ersten Anzeichen einer Keimung; das Exospor noch nicht durchbrochen. Im Kern hat das Chromatin den Höhepunkt des Netzstrukturstadiums erreicht.

Fig. 27. Keimende Spore. Der Kern tritt im Netzstadium in die Keimblase ein.

Fig. 28. Spore vor der Keimung. Im Kern fängt das Chromatin an sich zusammenzuziehen.

Fig. 29. Noch nicht gekeimte Spore. Chromatin in der einen Kernhälfte zusammengezogen.

Fig. 30. Angeschnittene Spore. Synapsis beinahe vollendet.

Fig. 31. Höhepunkt der Synapsis.

Fig. 32. Aus dem synaptischen Chromatinknäuel treten Stäbchen in die Kernhöhle zurück.

Fig. 33. Kernwand nicht sehr deutlich. 8 (?) winkelförmige Stäbchen (Doppelstäbchen?).

Fig. 34. Heterotypische Spindel in der noch nicht gekeimten Spore.

Fig. 35. Der Kern verläßt im Zustand der heterotypischen Spindel (mit Nukleolus) die Spore und wandert in die Keimblase.

Fig. 36. Die aus der heterotypischen Teilung hervorgegangenen Kerne nahe beieinander.

Fig. 37. Die aus der heterotypischen Teilung hervorgegangenen Kerne etwas voneinander weggerückt.

Fig. 38. Spore mit zweizelligem Promycel. In der einen Zelle Kern in der homöotypischen Teilung begriffen, in der anderen Zelle homöotypische Teilung fast vollendet.

Fig. 39. Die beiden Spindeln der homöotypischen Teilung in einer noch nicht gekeimten Spore.

Fig. 40. Vierzelliges Promycel mit den vier Kernen. Sporenhülle abgefallen.

Fig. 41. Vierzelliges Promycel, Kerne mit reduzierter Chromosomenzahl. Promycel noch an der Sporenhülle sitzend, diese mit einem Teil eines zweiten leer gebliebenen Keimschlauches. Anfang der Sterigmen- und Sporidienbildung.

Fig. 42. Vierzelliges Promycel, Sporenhülle abgefallen, Sporidienbildung.

Fig. 43. Promycel. In seiner untersten Zelle hat sich der Kern geteilt, der eine Tochterkern noch einmal.

Fig. 44. Der Kern einer Promycelzelle hat sich geteilt. Ein Tochterkern wandert in ein Sterigma.

Fig. 45. 1) Einkernige Sporidie. 2) Sporidie zweikernig nach Teilung des Kernes. 3) Keimung einer einkernigen Sporidie. 4) Kern im Keimschlauch der Sporidie.

Fig. 46. Keimung einer zweikernigen Sporidie.

Literaturverzeichnis.

Bary, A. de, Untersuchungen über die Entwicklung einiger Schmarotzerpilze. (Flora. Bd. 46. 1863. p. 177.)

—, Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. (Ann. sc. nat. Sér. 4. T. 20. 1863. p. 68—99.)

—, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. 1884. § 79—83.

Blackman, V. H., On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. (Annals of Botany. Vol. 18. 1904. p. 323—373.)

— and Fraser, Helen C., Further studies on the sexuality of the Uredineae. (Annals of Botany. Vol. 20. 1906. p. 35—48.)

Bubák, Infektionsversuche mit einigen Uredineen. (Centralbl. f. Bakteriol. Abt. II. Bd. 9. 1902. p. 113—128.)

Christman, A. H., Sexual reproduction in the rusts. (Botan. Gaz. Vol. 39. 1905. p. 267—274.)

—, The nature and developpement of the primary Uredospores. (Trans. Wisc. Acad. Sc. Vol. 15. 1907. p. 517—526.)

—, The alternation of generations and the morphology of the sporeforms in the rusts. (Bot. Gaz. Vol. 44. 1907. p. 81—101.)

Claußen, P., Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 25. 1907. p. 586.)
Dangeard, P. A. et Sappin-Trouffy, P., Une pseudofécondation chez les Urédinées (Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 116. 1893. p. 267—269.)
Dittschlag, E., Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Puccinia Falcariae. (Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. II., Bd. 28. 1910. p. 473—492.)
Engler, A. u. Prantl, K., Pflanzenfamilien. I. T. Abt. 1**, Uredineae (Dietel). 1900.
Hariot, P., Les Uridinées. (Encyclopédie scientif. Bibliothéque de botan. cryptogam.) Paris. 1908. p. 284—286.
Harper, R., Sexual reproduction in Pyronema confluens etc. (Ann. Bot. Vol. 14. 1900. p. 321).
—, Sexual reproduction and the organization of the nucleus in certain mildews. (Carnegie Instit. of Washington. 1905).
Kurssanow, L., Zur Sexualität der Rostpilze. (Zeitschr. f. Bot. Bd. 2. 1910. p. 81—93).
Maire, R., L' évolution nucléaire chez les Endophyllum. (Journ. de. Botan. T. 14. 1900. p. 80—97).
Nypels, P., La germination de quelque écidiospores. (Ann. Soc. Belge de Microsc. T. 22. 1898).
Olive, E. W., Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. (Ann. of Botany. Vol. 22. 1908. p. 331—360).
Poirault, G. et Raciborski, M., Sur les noyaux des Urédinées. (Journ. de Bot. T. 9. 1895. p. 318).
Richards, H. M., On some points in the development of the aecidia. (Proc. Amer. Acad. Vol. 31. 1896. p. 255—270).
Sappin-Trouffy, Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. (Le Botaniste. T. 5. 1896. p. 59—244).
Tulasne, L. R., Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées. (Ann. Sci. Nat. IV. Sér. T. 2. 1854. p. 77).

Lebenslauf.

Am 8. Juni 1883 wurde ich, August Wilhelm Hans Hoffmann als Sohn des jetzigen Sanitätsrates, Stabsarztes a. D. Dr. med. August Hoffmann zu Berlin geboren. Die Vorbildung erhielt ich auf dem Leibnizgymnasium zu Berlin, auf dem Pädagogigum des Evangelischen Johannesstiftes bei Spandau und auf dem Berlinischen Gymnasium zum grauen Kloster. Dieses verließ ich Oktober 1902 mit dem Zeugnis der Reife, um mich an der Universität zu Berlin dem Studium der Naturwissenschaften und Mathematik zu widmen.

Vom Wintersemester 1902/3 bis zum Schluß des Wintersemesters 1903/4 hörte ich die Vorlesungen der Dozenten: Buchner, A. Engler, E. Fischer, Fritsch, Kekule von Stradonitz, Lehmann-Filhés, P. Schultz, F. E. Schulze, Schwendener, H. Virchow, Warburg.

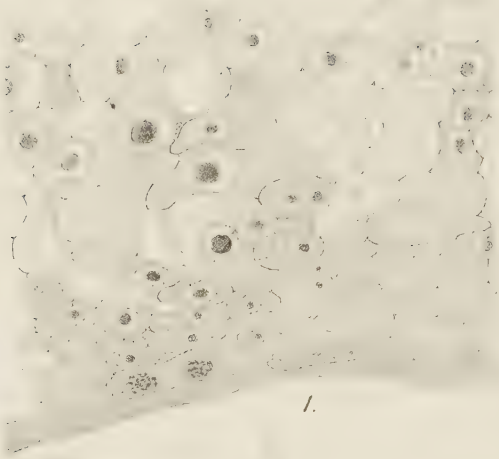
Vom Sommersemester 1904 bis zum Schluß des Sommersemesters 1905 war ich in Freiburg im Breisgau immatrikuliert und hörte dort die Vorlesungen bezw. nahm an den Übungen folgender Dozenten teil: Baumgarten, Claußen, Gattermann, Guenther, Himstedt, Lüroth, Meigen, Oltmanns, Osann, Rickert, Steinmann, Weismann.

Dann bezog ich wieder die Universität zu Berlin und war dort vom Wintersemester 1905/6 bis zum Schluß des Sommersemesters 1907 immatrikuliert. Ich hörte die Vorlesungen, bezw. nahm an den Übungen folgender Dozenten teil: Ascherson, Baur, Blasius, Brauer, Drude, A. Engler, Ficker, Franz Fischer, Möbius, Paulsen, Riehl, Roth, Scheibe, Schwendener, Stumpf, Wahnschaffe.

Am 22. Februar 1910 bestand ich die Prüfung pro facultate docendi.

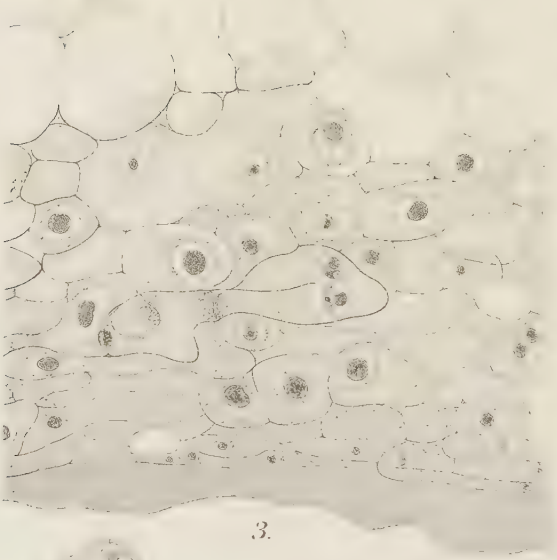
Herrn Prof. Dr. P. Claußen, Assistenten am Botanischen Institute der Universität Berlin fühle ich mich zu besonderem Danke verpflichtet.

Am 31. Juli 1911 bestand ich die Promotionsprüfung.

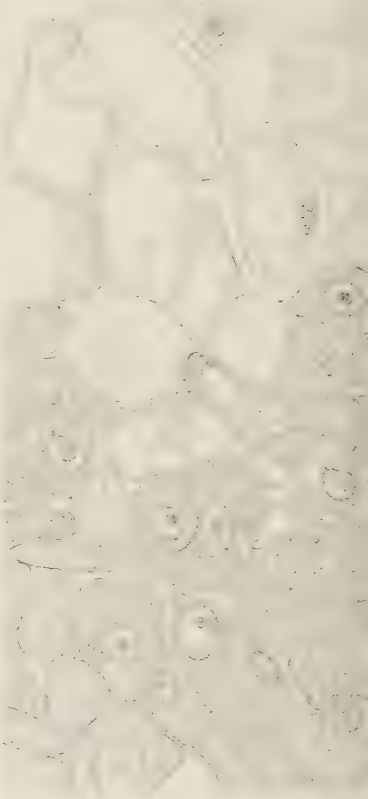


1.

2.

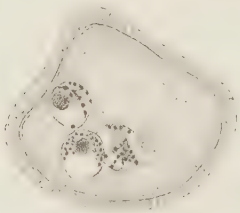


3.



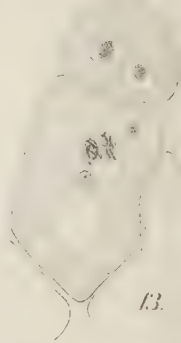
9.

10.



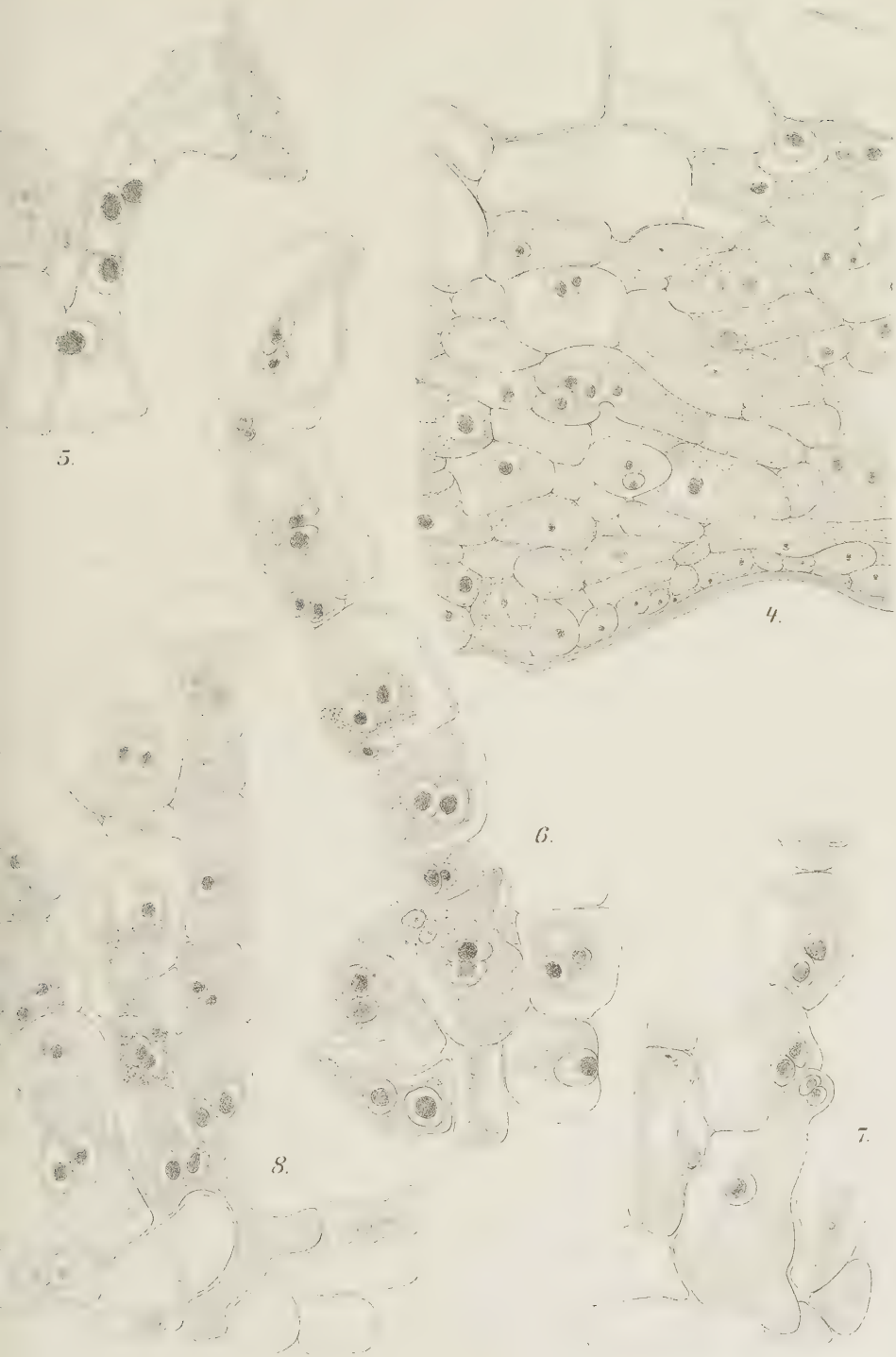
11.

12.



13.

A.W.H.Hoffmann gez.


5.
4.
6.
8.
7.

A.W.H. Hoffmann gez.

F. Lauc, Lith. Inst. Berlin.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.